

Смолоногов, Е. П. Эколого-географическая дифференциация и динамика кедровых лесов Урала и Западно-Сибирской равнины (эколого-лесоводственные основы оптимизации хозяйства) [Текст]/ Е.П. Смолоногов. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 288 с.

Таланцев, Н.К. Кедр [Текст]/ Н.К. Таланцев. М.: Лесн. пром-сть, 1981.

Третьяков, Н. В. Методика учета среднего и текущего приростов [Текст]/ Н. В. Третьяков // Вопросы лесной таксации. Л., 1937. С. 4 – 44.

УДК 630*182.2

Н.С. Иванова

(Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург)

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДА ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ В ЦЕЛЯХ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

На основе данных продуктивности видов травяно-кустарничкового яруса методом главных компонент выявлены основные факторы (оси), определяющие структуру и динамику подпологовой растительности после сплошных рубок в темныхвойных лесах.

Метод главных компонент является гибким, специально приспособленным методом к углубленному исследованию сложных данных со многими переменными (Уланова, 1995) и широко применяется в геоботанике с 70-х годов (Грейг-Смит, 1967; Джефферс, 1981; Миркин, Розенберг, 1972). Его подробное описание изложено в сборнике «Финансы и статистика», 1989.

Традиционно в фитоценологии и лесоведении метод главных компонент используется для выявления влияния внешних факторов на структуру сообществ. Рассматривается какой-то градиент (увлажнения, трофности, загрязнения и т.п.) и выявляются факторы, определяющие структуру сообществ (оси максимального варьирования), связанные со сменой экологических режимов. При таком подходе внутренние (ценотические) факторы не анализируются. Между тем с позиции системного подхода именно эти внутренние факторы (ценотические отношения) являются наиболее интересными. На необходимость их изучения указывал еще Сукачев (1961), однако работ, посвященных этой проблеме, хотя и много (Карпов, 1962; Лашинский, 1975; Михайлова, 1977; Самойлов, 1983; Санников, Санникова, 1979; Уранов, 1965; Факторы регуляции экосистем еловых, 1983), но все они рассматривают структуры ниже ценотического ранга (влияние от-

дельных растений друг на друга и т. п.). Анализ влияния ценотических факторов на формирование и динамику структуры всего сообщества (его самоорганизация) фактически не проводился.

С целью выявления внутренних (ценотических) факторов нами предлагается противоположный подход: исследования проводятся в максимально выравненной среде (близких лесорастительных условиях), но максимально различных растительных сообществах, сформировавшихся после сплошных рубок на месте одного коренного типа леса. В этом случае определять различия в восстановительно-возрастной динамике сообществ должны в первую очередь внутренние ценотические факторы. Это и являлось нашей нулевой гипотезой, а целью работы – проверка этой гипотезы: выявление основных факторов, определяющих структуру и динамику подпологовой растительности после сплошных рубок в темнохвойных лесах.

Наши исследования проводились (1991-1996 гг.) в Катав-Ивановском лесхозе Челябинской области: Уральская лесная область, Юрюзанско-Верхнеайская провинция горных южно-таежных и смешанных лесов (Колесников, 1969). Пробные площади (0,5 га) заложены в одном типе лесорастительных условий (согласно классификации Е.М. Фильрозе (1967, 1986): на пологих склонах крутизной 1-2° с мощными почвами (более 50 см) на высоте 400-500 м над уровнем моря.

Все многообразие изученных нами фитоценозов сгруппировано в эколого-динамические ряды развития сообществ. Внутри рядов фитоценозы сгруппированы по возрасту древостоя. В результате нами выделены и изучены следующие эколого-динамические ряды развития биогеоценозов (табл. 1): субкоренные ельники (140-160-летнего возраста), послерубочные (производные) ельники и пихтарники (50-160-летнего возраста), короткопроизводные березняки (5-100 лет), длительно-производные березняки (20-100 лет) и устойчиво-производные осинники (8-110 лет). Таксационные характеристики древесного яруса на пробных площадях получены Г.В. Андреевым (Андреев, Иванова, 1999; Грейг-Смит, 1967; Джефферс, 1981; Иванова, Андреев, 1999) и приведены в табл. 1.

Учет запаса фитомассы травяно-кустарничкового покрова на пробных площадях проводился на 10-25 учетных площадках размером 0,5 x 0,5 м в период максимального развития травостоя (в июле). Укосы разбирались по видам, высушивались до абсолютно сухого состояния и взвешивались.

На основе данных продуктивности видов травяно-кустарничкового яруса методом главных компонент (в программе STATISTICA 6.0) выявлены основные факторы (оси), оказывающие наибольшее влияние на растительность. На рис. 1 показано расположение изученных лесов (пробных площадей) в пространстве первых двух факторов. Эти факторы берут на себя соответственно 43,28 и 12,17% общей дисперсии. Из рис. 1 видно, что менее чувствительны к действию первого фактора субкоренные ельники (ГП 1 и 2). Они расположены ближе всех к началу координат: их нагрузки на первую ось составляют -0,29 и -0,26.

Близко к ним располагаются 65-летний осинник (ПП 19) и 80-летний коротко-производный березняк (ПП 11). Их нагрузки на первую ось составляют -0.31 и -0.40 соответственно. Эти леса представляют собой наиболее выработавшиеся сообщества. Следующие их возрастные стадии (ПП 20 и 12) – стадии распада древостоя (осинового и березового) - структура менее стабильна, чувствительность к фактору возрастает: нагрузки на первую ось составляют -0.43 и -0.56 соответственно. В конце первой оси располагаются различные производные сообщества: послерубочные темнохвойные леса, коротко- и длительно-производные березняки и осинники. Таким образом, первый фактор связан с устойчивостью сообществ. Следует обратить особое внимание на то, что послерубочные (производные) ельники и пихтарники наиболее удалены от субкоренных ельников, несмотря на то, что они имеют общий эдификатор (в ходе таксации и лесоустройства попадают в одну группу). Это говорит о том, что эти послерубочные темнохвойные леса (даже старовозрастные) очень нестабильные серийные сообщества и их нельзя объединять с субкоренными ельниками в одну группу.

Анализ действия факторов 1 и 2 на продуктивность отдельных видов травяно-кустарничкового яруса показал, что из 138 видов трав и кустарничков чувствительными к действию первых двух факторов оказываются только *Carex pilosa*, *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum* (рис. 2). *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa* на первую ось имеют сходные факторные нагрузки (-22.10 и -21.07 соответственно) (табл. 2), и оба этих вида расположены обособленно от всех остальных. Второй фактор оказывает на них противоположное влияние: факторные нагрузки на вторую ось для *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa* составляют соответственно 10.27 и -10.22. В производных лесах *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa* в большинстве случаев доминируют (или по крайней мере обильны). *Calamagrostis arundinacea* входит в число доминантов травяно-кустарничкового яруса как в субкоренных ельниках, так и в большинстве производных лесов. Причем в послерубочных темнохвойных лесах его фитомасса, как правило, резко повышена (в 3-4 раза); в коротко-производных березняках она максимальна на начальных этапах восстановительно-возрастных смен древостоев, а минимальна на средних; в длительно-производных березняках, напротив, фитомасса *Calamagrostis arundinacea* максимальна на средних этапах восстановительно-возрастных смен, а минимальна на заключительных; в устойчиво-производных осинниках фитомасса *Calamagrostis arundinacea* поддерживается на достаточно высоком уровне на всем протяжении их формирования. Фитомасса *Carex pilosa* в субкоренных ельниках незначительная. Она преобладает на средних стадиях восстановительно-возрастных смен коротко-, длительно-производных березняков. В послерубочных темнохвойных лесах ее продуктивность по сравнению с субкоренными ельниками также резко повышена.

Таблица 1 – Характеристика древостоя и общей продуктивности травяно-кустарничкового яруса
(г/м² абсолютное состояние)

Эколого-динамический ряд	Субкоренные ельники		Послерубочные ельники и пихтарники								Коротко-производные березники				Длительно-производные березники				Устойчиво-производные осинники			
	107	22	130	115	111	120	57	110	72	36	20	49	58	113	15	101	108	102	61	103		
Номер пробной площади полевой																						
Номер пробной площади табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		
Возраст древостоя, лет	160	140	50	50	55	65	70	160	5	20	80	100	20	35	50	100	8	20	65	110		
Абсолютная полнота, м ² /га	32.7	23.4	19.3	21.4	24.7	28.4	20.8	25.2	-	16.1	28.2	35.7	5.4	18.5	29.5	20.7	-	-	28.3	28.4		
Относительная полнота	1.0	0.9	0.89	1.17	1.09	0.84	0.86	0.67	-	0.98	1.2	1.3	0.6	0.83	1.09	1.08	-	-	0.94	0.81		
Состав по запасу	8ЕП 1Б	3Е5П 2Б	5Е5П +С,Б	1Е7П 2Б+С	5Е1П 1С3Б +Ос	3Е3П 2С2Б	4Е3С 3Б+П	5Е3П 2Лп+ Б	-	3П1С63Е2П Б+Е	5Е1П4 С4Б	5Е1П4 Б	1Е9Б+ П	1Е9Б П	10Б+2С7Б1 С, П	Ос	-	1П1Б 8Ос+ Е	1П1Б 8Ос	1Б9Ос +Е,П		
	32.8	38.0	24.6	55.5	58.9	53.6	78.0	65.1	99.1	55.7	39.2	41.6	100.1	78.0	31.2	57.7	96.8	85.8	148.6	223.0		
Фитомасса травяно-кустарничкового яруса																						

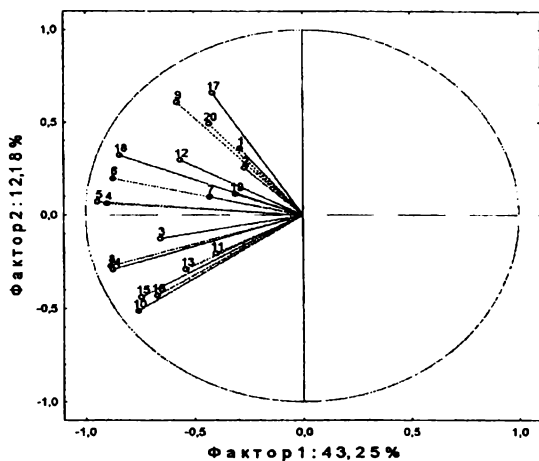


Рис. 1. Ординационная диаграмма пробных площадей (в пространстве первых двух осей): цифры соответствуют номерам пробных площадей в табл. 1

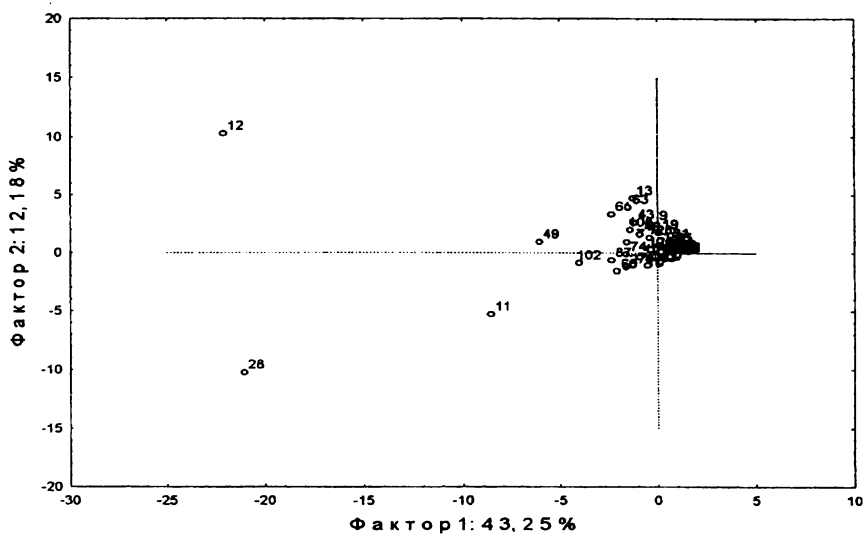


Рис. 2. Ординационная диаграмма растений травяно-кустарничкового яруса площадей (в пространстве первых двух осей): цифры соответствуют номерам видов в табл. 2

Таблица 2 – Факторные нагрузки на первые пять осей для видов травяно-кустарничкового яруса (наиболее чувствительных к этим факторам)

Вид	№ вида	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3	Фактор 4	Фактор 5
Athyriaceae						
<i>Athyrium filix-femina (L.) Roth.</i>	1	-0.76	-0.21	0.29	3.98	-1.88
Aspidiaceae						
<i>Dryopteris filix-mas (L.) Schott</i>	4	-0.46	-1.02	2.74	1.86	-1.41
Equisetaceae						
<i>Equisetum sylvaticum L.</i>	7	-1.58	0.96	-1.43	6.67	-3.00
Lycopodiaceae						
<i>Lycopodium annotinum L.</i>	8	0.49	0.11	-0.45	2.03	-0.97
<i>Lycopodium annotinum L.</i>	9	-0.42	2.57	-2.64	6.29	-2.95
Poaceae						
<i>Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.</i>	11	-8.57	-5.30	4.28	5.52	8.20
<i>Calamagrostis arundinacea (L.) Roth.</i>	12	-22.10	10.27	-4.70	-0.02	0.93
<i>Calamagrostis epigeios (L.) Roth.</i>	13	-1.20	4.68	1.12	-1.46	1.64
<i>Phalaroides arundinacea (L.) Rausch.</i>	19	0.03	1.77	-1.23	-0.53	0.81
Cyperaceae						
<i>Carex pallescens L.</i>	27	-1.62	-1.22	-0.95	-1.82	-0.87
<i>Carex pilosa Scop.</i>	28	-21.07	-10.22	-2.19	-3.57	-2.86
Aristolochiaceae						
<i>Asarum europaeum L.</i>	41	-0.41	-0.56	1.17	1.40	-0.49
Polygonaceae						
<i>Polygonum bistorta L.</i>	43	-1.20	2.64	1.28	-0.38	0.99
Caryophyllaceae						
<i>Stellaria bungeana Fenzl.</i>	46	-0.91	1.61	2.14	-0.49	-3.04
Ranunculaceae						
<i>Aconitum excelsum Rchb.</i>	49	-6.05	0.93	9.71	-0.60	-3.37
Rosaceae						
<i>Filipendula ulmaria (L.) Maxim.</i>	61	-2.36	3.33	3.02	-1.11	3.50
<i>Geum rivale L.</i>	63	-1.50	3.91	3.45	-1.73	0.72
Geraniaceae						
<i>Geranium sylvaticum L.</i>	74	-1.59	-0.12	2.94	0.86	-0.33
Apiaceae						
<i>Aegopodium podagraria L.</i>	87	-2.36	-0.61	2.37	0.77	-0.05
Lamiaceae						
<i>Ajuga reptans L.</i>	102	-4.03	-0.87	-0.44	1.80	-0.04
<i>Stachys sylvatica L.</i>	108	-1.38	1.99	5.50	-1.4	-2.75

Изученные нами субкоренные и производные леса в пространстве первых двух осей располагаются как бы веером между *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa* в зависимости от преобладания того или другого

вида в конкретных лесах. Отсюда вытекает, что вторая ось связана с градиентом фитоценоотического оптимума этих двух видов.

Анализ действия третьего и четвертого факторов на продуктивность отдельных видов травяно-кустарничкового яруса показал, что на большинство видов эти факторы действуют слабо (рис. 4). Однако ряд видов третий и четвертый факторы разделяют достаточно четко, и эти виды сопряжены с выделяемыми нами эколого-динамическими рядами (рис. 3, 4): субкоренным ельникам соответствуют *Equisetum sylvaticum*, *Lycopodium annotinum* и в меньшей степени *Athyrium filix-femina*; устойчиво производным осинникам - *Aconitum excelsum*, *Stachys sylvatica*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*; коротко-производным березнякам - *Brachypodium pinnatum*; послерубочным темнохвойным лесам - *Carex pilosa*, *Carex pallescens*, *Calamagrostis arundinacea*. То есть третий и четвертый факторы – это внутренние ценоотические факторы, которые определяют направление восстановительно-возрастной динамики лесной растительности после сплошных рубок.

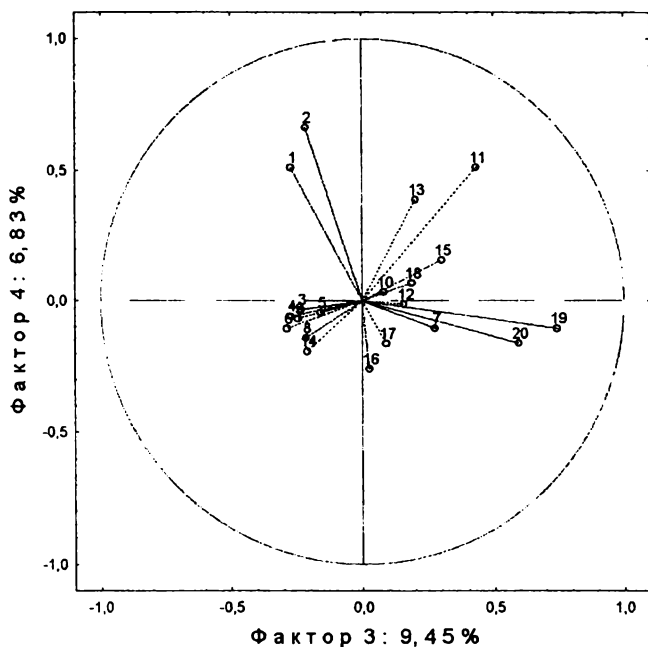


Рис. 3. Ординационная диаграмма пробных площадей (в пространстве третьей и четвертой осей): цифры соответствуют номерам пробных площадей в табл.1

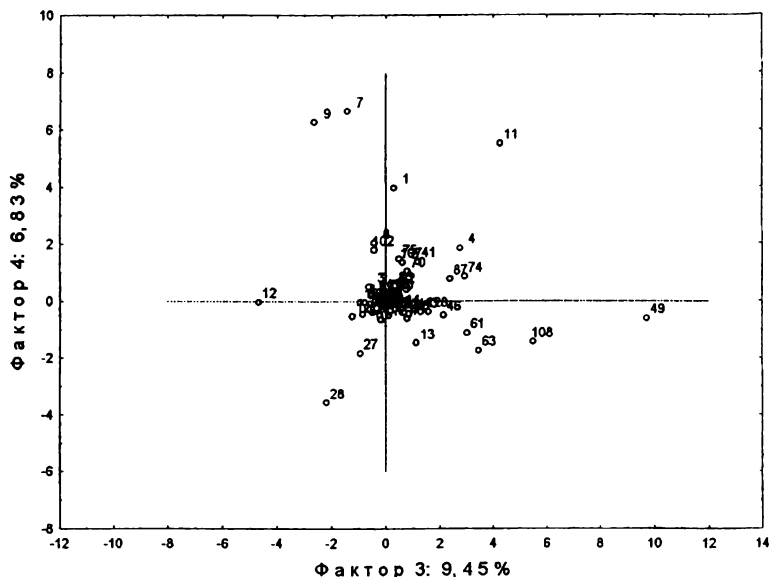


Рис. 4. Ординационная диаграмма растений травяно-кустарничкового яруса площадей (в пространстве третьей и четвертой осей): цифры соответствуют номерам видов в табл. 2

Таким образом, нулевая гипотеза подтвердилась: наш подход позволяет выявлять ценоотические факторы, определяющие структуру и тенденции динамики лесной растительности (самоорганизацию сообществ). Нами показано, что первая ось связана с устойчивостью сообществ, вторая - с градиентом фитоценоотического оптимума между *Calamagrostis arundinacea* и *Carex pilosa*, третья и четвертая оси определяют направление восстановительно-возрастной динамики лесной растительности после сплошных рубок.

Вывод о том, что послерубочные темнохвойные леса и субкоренные ельники резко отличаются друг от друга не только по структуре травяно-кустарничкового яруса, но и по отношению к основным действующим факторам, не вписывается в принятую в лесоведении парадигму и соответственно будет иметь много противников. Тем не менее, факт остается фактом, а сам вывод имеет важное практическое значение: во-первых, указывает, что далеко не все темнохвойные леса (даже старовозрастные) могут служить эталоном ненарушенных коренных лесов; во-вторых, при ведении лесного хозяйства целесообразно учитывать, что рубки в темнохвойных лесах (даже если нет смены эдификатора) приводят к очень серьезным изменениям структуры подпологовой растительности, а следовательно, и экосистемы в целом.

Библиографический список

Андреев, Г.В. Комплексные исследования в субкоренных темнохвойных лесах западных низкогорий Южного Урала [Текст]: информ. листок/ Г.В. Андреев, Н.С. Иванова. Екатеринбург: ЦНТИ, 1999. 4 с.

Грейг-Смит, П. Количественная экология растений [Текст]/ П. Грейг-Смит. М.: Мир, 1967. 359 с.

Джефферс, Дж. Введение в системный анализ: Применение в экологии [Текст]/ Дж. Джефферс. М.: Мир, 1981. 256 с.

Иванова, Н.С. Фитоценоотические особенности естественного возобновления ели и пихты в западных низкогорьях Южного Урала [Текст]: информ. листок/ Н.С. Иванова, Г.В. Андреев. Екатеринбург: ЦНТИ, 1999. 4 с.

Карпов, В.Г. Некоторые итоги экспериментального изучения состава и строения нижних ярусов ельника черничника [Текст]/ В.Г. Карпов // Проблемы ботаники. М.; Л., 1962. Т.4. С.258 – 276.

Колесников, Б.П. Леса Челябинской области [Текст]/ Б.П. Колесников // Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969. С. 125 – 156.

Лашинский, Н.Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья [Текст]/ Н.Н. Лашинский // Бот. журн. 1975. Т. 62. № 12. С. 1721 – 1727.

Миркин, Б.М. Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации [Текст]/ Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1972. Т. 1. С. 7 – 83.

Михайлова, Н.Ф. Об изучении фитогенного поля у плотнoderновинных злаков [Текст]/ Н.Ф. Михайлова // Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977. С. 114 – 116.

Самойлов, Ю.И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) [Текст]/ Ю.И. Самойлов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022 – 1034.

Санников, С.Н. Популяционно-экологический и микроросистемный подходы к изучению естественного возобновления древесных растений [Текст]/ С.Н. Санников, Н.С. Санникова // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 3 – 14.

Сукачев, В.Н. Методические указания к изучению типов леса [Текст]/ В.Н. Сукачев, С.В. Зон. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 104 с.

Уланова, Н.Г. Математические методы в геоботанике [Текст] / Н.Г. Уланова. М.: Изд-во МГУ, 1995. 109 с.

Уранов, А.А. Фитогенное поле [Текст]/ А.А. Уранов // Проблемы современной ботаники. Т.1. М.; Л.: Наука, 1965. С.251 – 254.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ [Текст]/ М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов [Текст] / под ред. В.Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с.

Фильрозе, Е.М. Схема генетической классификации типов леса тайги восточного макросклона Южного Урала и северной лесостепи восточно-уральского пенепплена [Текст] /Е.М. Фильрозе // Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Свердловск, 1967. С. 119 – 155.

Фильрозе Е.М. Типы леса Южного Урала [Текст] /Е.М. Фильрозе // Проблемы использования типов леса в лесном хозяйстве и лесоустройстве. Свердловск, 1986. С. 35 – 42.

УДК 630*5

А. В Горяева

(Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург),

Н. Б. Кошкина, П. А. Моисеев

(Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ MORFOMETРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ШИШЕК И СЕМЯН ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В ЭКОТОНЕ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА КОНЖАКОВСКОГО КАМНЯ (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

*Изучена закономерность изменчивости морфометрических характеристик шишек и семян *Larix sibirica* Ldb. от условий местообитания. Выявлено увеличение размеров шишек, количества и качества семян и их массы в нижней части экотона верхней границы древесной растительности Конжаковского Камня (Северный Урал).*

Особенности урожайности популяции лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса являются одними из главных показателей при оценке устойчивости, возобновительного потенциала и перспектив существования лесных ценозов в пределах горных систем. Более изучен в отношении изменчивости урожая и качества семян лиственницы сибирской Алтай, что отражено в работах многих исследователей (Самофал, 1929; Тольский, 1938; Верховцев, 1940; Иващенко, 1958; Лацинский, 1962 и др.). Однако вопросы семяношения лиственницы сибирской в условиях горных лесов Урала в литературе освещены слабо.

Настоящая работа посвящена изучению особенностей и структуры экологической изменчивости характеристик шишек и семян лиственницы сибирской в экотоне верхней границы леса Северного Урала.

Горный массив Конжаковский Камень (59°21'—59°59'с.ш., 58°33'—59°43'в.д.) расположен в южной части средневысотных северо-уральских